an *Limax* wahrgenommen wurde, zitiert P. Fischer[8]. Einen noch eigenartigeren Fall beschreibt J. Römer[9]. Er fand eine *Helicogena lutescens*, bei der die Augenfühler in die Mitte des Körpers gerückt waren, hintereinander standen und nur am Grunde verwachsen waren

2. Über das System der Reptilien.

Von Otto Jaekel.

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 4. Oktober 1909.

Als ich kürzlich einen Aufsatz über die Klassen der Tetrapoden in dieser Zeitschrift[1] veröffentlichte, kam es mir in erster Linie darauf an, das Verhältnis der soweit bekannt primitivsten Tetrapoden zu den jüngeren Klassen der Wirbeltiere bestimmter zu präzisieren. Die Erkenntnis, daß die »Stegocephalie« ein Durchgangsstadium nicht nur aller älteren Tetrapoden, sondern auch aller älteren Fische gewesen ist, nötigte, die Formenkreise der Stegocephalen auf ihre sonstigen Merkmale näher zu prüfen, um ihre Stellung zueinander genauer feststellen zu können. Diese Prüfung ergab, daß in den sogenannten Stegocephalen, die fast ausnahmslos den Amphibien untergeordnet wurden, zwei sehr verschiedene Typen enthalten waren, die auf Grund ihrer Wirbelbildung als Hemispondyla n. n. und Microsauria bezeichnet und zum Range von Klassen erhoben wurden. Letzteres erwies sich deshalb als notwendig, weil beide weder den Amphibien noch Reptilien zuzurechnen waren, sondern beiden morphologisch und genetisch selbständig gegenüberstanden. Von ihnen sind die Hemispondyla schließlich ohne Nachkommen mit Riesenformen in der oberen Trias ausgestorben, während die Microsauria sicher den Reptilien und damit auch den höheren Typen als Ausgangspunkt dienten.

In der Phylogenie der Reptilien blieb ein Punkt von weittragender Bedeutung unklar: Das morphologische Verhältnis der Reptilien mit einfachem (synapsiden) Jochbogen einerseits zu den diapsiden Reptilien mit zwei Jochbögen und anderseits zu den Säugetieren mit einem Jochbogen. Es war das Verdienst Osborns[2], die große Bedeutung der verschiedenen Jochbogenbildung bei den Reptilien, die zuerst von A. Smith Woodward betont worden war, auch in systematischer Hinsicht verfolgt zu haben.

[8] Fischer, P., Quelques mots sur la Tératologie conchyliologique. Journal de Conchyliologie. Paris 1858. Tome VII. p. 235.

[9] Römer, J., Natur und Haus, illustrierte Zeitschrift für alle Naturfreunde. 1903. Hft. 16 u. 19. S. 253 u. S. 300.

[1] Bd. 34. S. 193, 1909.

[2] H. F. Osborn, The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria (Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. I. 8).

Aber gerade dieser Versuch Osborns, eine Einteilung der Reptilien auf Grund ihrer Jochbogenbildung durchzuführen, zeigte sofort die ganze Schwierigkeit dieses Problems. Die Mesosaurier und Ichthyosaurier erschienen als Diapsidier, während sich ihre offenbar nahen Verwandten, die Nothosaurier und Plesiosaurier, als typische Synapsidier darstellten. Alle Bemühungen, diese Schwierigkeiten zu beseitigen, blieben im wesentlichen Punkte erfolglos und damit der Wunsch unerfüllt, zu einem befriedigenden System der gesamten Reptilien zu gelangen. Daß eine allein auf die wenigen Gruppen lebender Überreste dieser Klasse basierte Einteilung keinen wissenschaftlichen Wert mehr besitzen kann, darüber sind jetzt wohl alle beteiligten Fachleute einig.

Die Schwierigkeiten wurden noch dadurch vermehrt, daß neuerdings von Gaupp[3] und Rabl[4] die Chelonier oder Seeschildkröten im Schädelbau als primär stegocephal aufgefaßt wurden, und auch die Untersuchungen Sieglbaurs[5] hinsichtlich ihrer Fußbildung eine solche Auffassung stützen konnten. Daß damit die historische Phylogenie der Schildkröten auf den Kopf gestellt und die morphogenetisch wichtige »Stegocephalie« unklar gemacht wurde, war weniger bedenklich, als die Konsequenzen, die sich aus jener Beurteilung für die ganze Auffassung der Reptilien ergaben. Müßten wir alle Eigenschaften der typischen Reptilformen von den Seeschildkröten herleiten, dann könnten wir getrost alle weiteren Studien über die Phylogenie der Reptilien aufgeben. Denn daß auf diesem Wege keine Klärung des Problems zu erhoffen wäre, ist wohl jedem klar, der einige Kenntnis der ausgestorbenen Gruppen hat, oder auch die lebenden mit unbefangenem Blick betrachten kann.

Die Klarstellung des Schädelbaues eines Nothosauriden, *Anarosaurus pumilio*, dessen einziges Originalexemplar mir Herr Prof. Pompeckj sehr freundlich aus der Göttinger Sammlung lieh und zu präparieren gestattete, gibt nun, wie mir scheint, der Lösung des Problems eine ganz neue Richtung. Im Gegensatz zu allen bisher bekannten Nothosauriden zeigt *Anarosaurus*, dessen Schädel bisher ohne Präparation des Exemplares so gut wie unbekannt blieb, einen ganz kleinen Schläfendurchbruch (siehe Fig. 1)[6].

Nun hatte zwar schon Eb. Fraas gelegentlich den Schläfendurch-

---

[3] E. Gaupp, Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morphol. Arbeiten. G. Schwalbe. IV. 1. S. 114.

[4] Anatomische Versammlung. Berlin 1908.

[5] Fel. Sieglbaur, Zur Anatomie der Schildkröten-Extremität (Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1909. S. 183).

[6] W. Dames, Über *Anarosaurus pumilio*. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. Berlin 18. Bd.

bruch der Nothosaurier dem oberen Durchbruch der übrigen Reptilien gleichgestellt, aber dieser Auffassung keine weitere Geltung verschafft. Sie schien auch durch die Organisation der spezialisierteren Nothosauriden und ihrer Verwandten nicht bestätigt zu werden. Auch die Größe des Schläfendurchbruches und die Kräftigung des Jochbogens

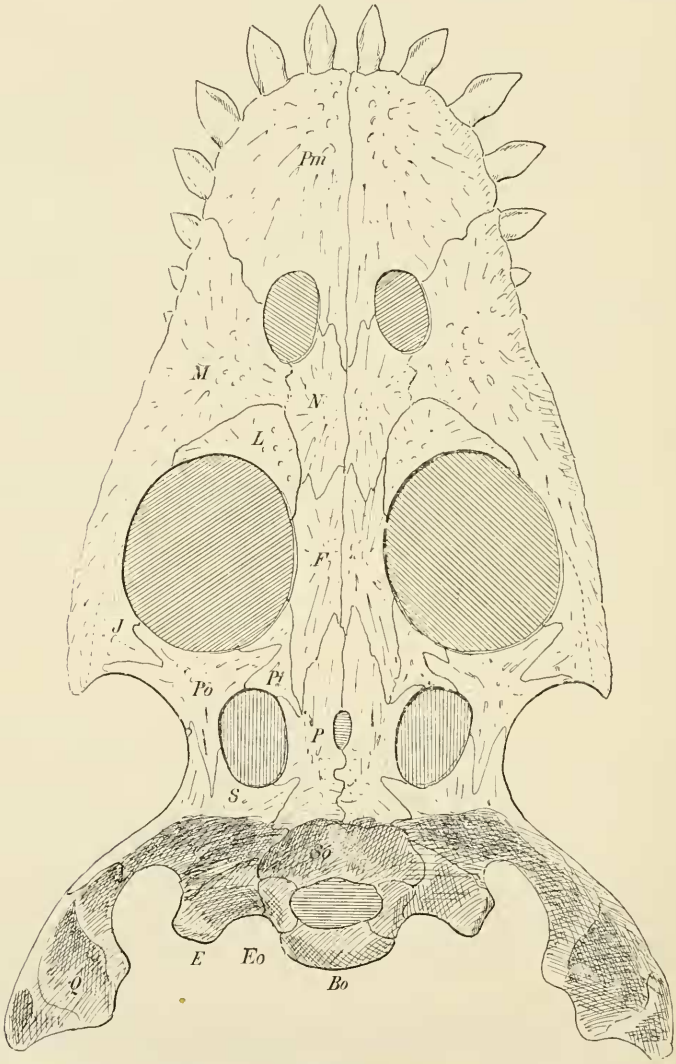

Fig. 1. Oberseite des Schädels von *Anarosaurus pumilio* Dam. aus dem Muschelkalk von Remkersleben. Vergr. 4:1. *Pm*, Praemaxillaria; *M*, Maxillaria; *N*, Nasalia; *L*, Lacrymalia; *F*, Frontalia; *Pt*, Postfrontalia; *Po*, Postorbitalia; *J*, Jugalia; *P*, Parietalia; *S*, Squamosa; *So*, Supra occipitalia; *Q*, Quadrata; *E*, Epiotica; *Eo*, Exoccipitalia; *Bo*, Basioccipitale.

bei *Simosaurus* und mehr noch bei den Plesiosauriden schien diesen ganzen als Sauropterygier zusammengefaßten Formenkreis entschieden den Synapsidiern zuzuweisen[7]. Nach dem Fig. 1 gegebenen Bilde von *Anarosaurus* kann man nun aber nicht mehr im Zweifel sein, daß der Jochbogen der Nothosaurier dem oberen Jochbogen der diapsiden Reptilien entspricht. Mir selbst war es in dieser Hinsicht schon immer verdächtig erschienen[8], daß bei *Simosaurus* und andern Nothosauriern

Fig. 2.

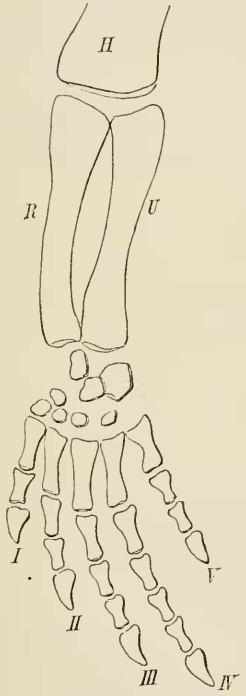

Fig. 3.

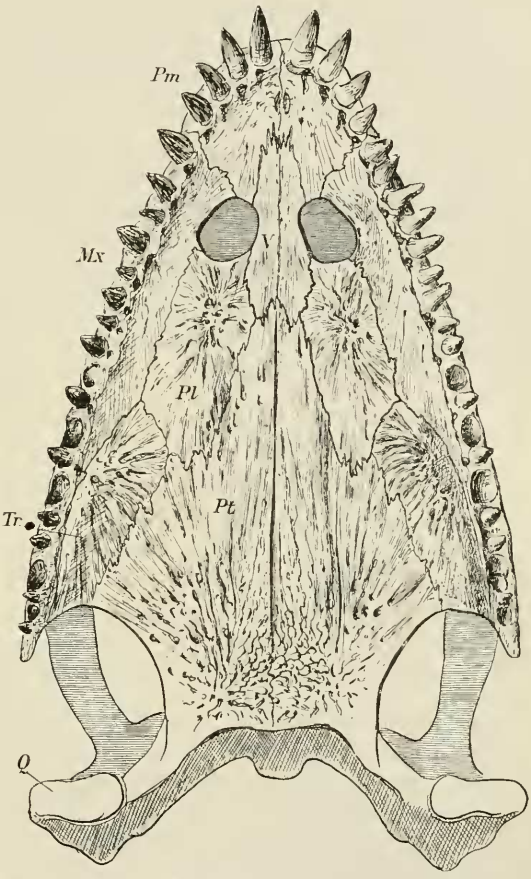

Fig. 2. Arm von *Protorosaurus speneeri* H. v. Meyer aus dem oberen Perm von Eisleben.

Fig. 3. Gaumenfläche von *Simosaurus gaillardoti* aus dem oberen Muschelkalk von Crailsheim (nach Jaekel). *Pm*, Praemaxillaria; *Mx*, Maxillaria; *V*, Vomera; *Pl*, Palatina; *Tr*, Transversa (Ectopterygoidea); *Pt*, Pterygoidea; *Q*, Quadrata. $^1/_2$ nat. Gr.

---

[7] Vgl. auch S. Williston, The Skull of Bruchauchenius with observations on the relationships of the Plesiosaurs. (Proc. U. S. Nat. Mus. XXXII. p. 486.)

[8] O. Jaekel, (Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1905. Sitz. Ber. Nr. 2 S. 72).

am Hinterende des Maxillare ein Fortsatz des Schädels etwas nach hinten vorspringt. Nun erklärt sich dieser Fortsatz genau wie bei den Lacertiden als Rest des unteren Joch- oder Wangenbogens. Die Nothosaurier sind hiernach ursprünglich Diapsidier gewesen; mit ihnen müssen wir natürlich nun auch die Plesiosaurier als Nachkommen der Diapsidier betrachten und ihren scheinbar synapsiden Jochbogen als pseudosynapsid auffassen.

Damit fällt nun jedes Bedenken, die ihnen in vieler Beziehung so nahestehenden Mesosaurier und die Ichthyosaurier den Diapsidiern zuzurechnen. Auch die Placodonten mit ihrem kräftigen Jochbogen können nun wohl unbedenklich als Verwandte der Nothosaurier betrachtet werden.

Revidieren wir hiernach das System der Reptilien gegenüber der Osbornschen Einteilung, so müssen wir folgende Formenkreise als diapside oder wie ich im folgenden erläutern möchte, als echte Reptilia betrachten. Ich führe diese Ordnungen gleich in der Reihenfolge auf, in der ich sie später besprechen möchte, und in der Zusammenfassung, die ich im folgenden begründen möchte.

Ordnungen:	Unterklassen:
1) Protorosauri 2) Naosauri 3) Procolophonii 4) Sphenodonti 5) Rhynchosauri 6) Champsosauri	I. Protorosauria
1) Mesosauri 2) Ichthyosauri 3) Sauropterygii 4) Placodonti	II. Enaliosauria
1) Lacerti 2) Mosasauri 3) Ophidii	III. Lyognatha
1) Dinosauri 2) Phytosauri 3) Crocodili 4) Pterosauri	IV. Hyperosauria.

Was zunächst die Benennung der Abteilungen betrifft, so sind die der kleineren Einheiten, die als Ordnungen gelten können, im ganzen festgelegt. Einige der älteren Namen, wie z. B. Rhynchocephalen, habe ich fallen lassen, weil sie in sehr verschiedenem Sinne verwendet wurden

und ihrem sprachlichen Sinne nach für die wenigsten ihrer Vertreter paßten. Im allgemeinen erscheinen diese Ordnungen auch insofern gleichwertig, als ihre Vertreter in der Tat morphologische Typen von annähernd gleicher Bedeutung repräsentieren. Ihre Wortbildung ist insofern einheitlich geregelt als alle auf i oder ii endigen. Daß ihr Inhalt an einzelnen Formen sehr verschieden ist, ist selbstverständlich: während die Dinosauri, Crocodili, Lacertili und Ophidii ein ganzes Heer von Formen enthalten, bestehen andre, wie z. B. die Mesosauri. Placondi, Champsosauri, nur aus wenigen Gattungen und Arten.

Was die Namen der größeren Einheiten, also der Unterklassen, betrifft, so sind diese bisher sehr labile Begriffe, und wenn sie auch als Verwandtschaftskreise immer klarer erkannt wurden, ist ihre Benennung und Berwertung doch noch nicht festgelegt. Osborn[2] faßte sie alle als Unterklasse Diapsida zusammen und unterschied gleichwertig innerhalb dieser folgende: »Superorders«, und Orders, von denen also nur die ersteren unsern Unterklassen entsprechen würden. Er unterschied:

I. Diaptosauria: 1) Protorosauria, 2) Pelycosauria, 3) Rhynchosauria, 4) Procolophonia, 5) Proganosauria, 6) Choristodera, 7) Rhynchocephalia.
II. Phytosauria: 1) Belodontia, 2) Aetosauria.
III. Ichthyosauria:
IV. Crocodilia:
V. Dinosauria: 1) Theropoda, 2) Cetiosauria, 3) Orthopoda.
VI. Squamata: 1) Lacertilia, 2) Mesosauria, 3) Ophidia.
VII. Pterosauria:

Die gesperrten Namen repräsentierten Superorders, die andern Orders. Da beide aber hier einander gleichstanden, ist es zu beanstanden, daß sie im System verschiedene Rangbezeichnung erhalten haben. Es lassen sich aber gegen obige Einteilung auch insofern Einwände erheben, als die Reihenfolge natürliche Gruppen auseinander zieht, wie namentlich die Phytosauri, Dinosauri und Crocodili, die sicher eine phyletische Einheit bilden. Auch sind nun die Nothosauri, Placodonti und Plesiosauri in dieses System einzureihen. Durch alle diese Erwägungen schien mir die nachstehende Anordnung zweckmäßiger, der ich folgende neue Diagnose der nunmehr eingeschränkten Klasse der Reptilia voranschicke:

Reptilien sind luftatmende, wechselblütige, beschuppte, gepanzerte oder nackthäutige Tetrapoden, die Eier legen oder lebendige Junge produzieren.

Ihre Skeletteile sind größtenteils verknöchert, ihre Fußknochen wenig modelliert. Ihre Wirbel sind holospondyl an beiden oder einer der

Endflächen vertieft. Ihre Rippen sind lang, zwei- oder einköpfig, in der ganzen Rumpfregion, der Hals- und vorderen Schwanzregion wohl entwickelt, im Schwanz durch paarige untere Bögen ergänzt, die intercentral gestellt sind und bisweilen besondere Platten (sog. Intercentren) als Stützpunkte haben.

Der Schädel ist außer bei einigen primitiven Typen diapsid, aber der untere (Wangen-)Bogen kann verkümmern. Die Nasenlöcher sind getrennt, öfters zurückgeschoben, die Choanen ebenfalls getrennt im vorderen Teil der Gaumenfläche (nur die Krokodilier sind in der Nasenbildung abweichend spezialisiert). Vomera, Transversa und Pterygoidea sind wohl entwickelt und anfangs bezahnt, die letzteren halten in großer Ausdehnung und meist median verbunden die »pterygopalatine« Gaumenfläche zusammen. Das Parasphenoid ist klein, eine Bulla tympanica fehlt. Das Hinterhauptsgelenk bildet ein einfacher Condylus unter dem Foramen magnum. Das Kiefergelenk wird nur vom Quadratum gebildet. Der Unterkiefer ist mit zwei vorderen und zwei hinteren Deckknochen bedeckt und weist am Kronfortsatz 1 oder 2 Complementaria auf. Am Cranium sind immer selbständige Prämaxillen und öfter auch besondere Postnasalia vorhanden, die Augenhöhlen vollkommen umgrenzt, hinten durch ein Postfrontale und Postorbitale geschlossen. Die obere oder Schläfengrube von den letzteren dem Parietale und Squamosum, die untere, oder Wangengrube von den Postorbitale, Jugale, Squamosum und Quadratojugale umgeben; letzteres kann mit dem unteren (»Wangen«-)Bogen verkümmern. Besondere Epiotica sind öfters noch über den Occipitalia lateralia ausgebildet.

Die Zähne sind einspitzig, kegel-, meißel-, spatel- oder säbelförmig, aus Pulpodentin mit Schmelzbelag, acrodont, pleurodont oder bothrodont ohne geschlossene Wurzeln befestigt, und werden meist durch laterale Verdrängung öfters ersetzt.

Der Schultergürtel ist vierteilig, Suprascapulare und Coracoid persistieren häufig knorpelig; bogige Claviculare und eine rückwärts verlängerte Interclavicula (Episternum) sind meist vorhanden. Der Humerus weist häufig ein Foramen ulnare (entepicondyloideum), seltener auch ein Foramen radiale (ectepicondyloideum) auf. Die Ulna meist kräftig, ebenso wie die Tibula, ursprünglich dominierend. Fußwurzeln von den fast immer selbständigen Metapodien getrennt. Zehen meist vollzählig, bisweilen eine, selten zwei reduziert. Die Phalangenformel ist 2 . 3 . 4 . 5 . 4 — 3, wird aber bei Schwimmformen gesteigert. Die Endphalangen sind bei den Landbewohnern mit großen, nicht retractilen Krallen besetzt.

Das Becken ist primär an 2 Sacralwirbeln befestigt, die aber bei

hüpfenden Formen vermehrt werden. Das Becken zeigt in der Regel eine lange ventrale Symphyse und einen Einschnitt oder ein Foramen obturatorium in dem meist flächig ausgebreiteten Os pubis.

Stabförmige Gastralia (sogenannte Bauchrippen) sind bei allen älteren Gruppen vorhanden, werden aber bei jüngeren rückgebildet.

Der Schwanz ist nicht scharf vom Rumpf gesondert, in der Regel lang, mit intercentralen Hämapophysen..

Der After liegt in der Bauchfläche.

Fossil vielleicht schon vom Carbon, sicher vom Perm bis zur Gegenwart.

1. Unterklasse **Protorosauria.**

Dieselbe deckt sich im allgemeinen mit Osborns Diaptosauria. Der hier gewählte Name ist aber länger im Gebrauch und erscheint bezeichnender als Diaptosauria, zumal es sehr fraglich erscheint, ob die primitiven Vertreter dieser Kreise schon alle zwei Schädeldurchbrüche und also auch 2 Jochbögen besaßen. Zudem war dabei auch auf den hinteren Schädeldurchbruch keine Rücksicht genommen. Die für diesen Kreis von Osborn gegebene Definition habe ich mit Rücksicht auf die Änderung des Inhaltes und die neue Beurteilung der Jochbögen in einigen Punkten modifiziert.

Definition: Kletter-, Lauf- oder Schwimmtiere mit normal gebauten Füßen und mäßig langem Hals, langem Schwanz, mit einfach gebautem, vorn verjüngtem Kopf, mit mindestens einem oberen, meist aber zwei Schläfendurchbrüchen, einfach kegelförmigen, stephanodont, acrodont, selten bothrodont befestigten, meist auch in der Gaumenfläche verbreiteten Zähnen, einfachem Condylus occipitalis. Wirbelkörper dünn, diplocöl und amphicöl[9], öfter Subcentren[10] vorhanden. Ilium lang, in der Regel an 2 Sacralrippen befestigt. Rippen meist zweiköpfig, nur bei verschiedenen Wasserbewohnern vereinfacht. Interclavicula mit Sternalprozeß. Dünne stabförmige Gastralia[11] vorhanden. Humerus mit Foramen ulnare[12]. Zwei proximale Carpalia und Tarsalia. Normale Phalangenzahl 2.3.4.5.4.

Perm bis jetzt. Nördliche Hemisphäre.

1. Ord. **Protorosauri.**

Definition: Bäume oder Felsen bewohnende Klettertiere von Katzen- oder Hundegröße mit langen Halswirbeln und langem Schwanz.

[9] »diplocöl«, vorn und hinten ausgehöhlt« »amphicöl« (Jkl) im Umfang hohl, d. h. eingesenkt.

[10] Die bald als Hypocentra, bald als Intercentra bezeichneten kleinen basalen Zwischenstücke, denen ich eine primäre Bedeutung absprechе.

[11] Gastralia von Voeltzkow für die sogenannten Bauchrippen vorgeschlagen.

[12] Foramen »ulnare« für F. entepicondyloideum.

Wirbel tief diplocöl. Subcentralia vorhanden. Zähne schlank bothrodont, nicht auf die Kieferränder beschränkt. Humerus proximal und distal sehr verbreitert. Zehenzahl normal. 2 Sacralwirbel. *Palaeohatteria* Credn. im unteren Perm bei Dresden. *Datheosaurus* im unteren Perm von Autun, *Kadaliosaurius* in oberen Lagen des unteren Perm bei Dresden. *Protorosaurus* sind typische Vertreter dieses primitiven Formenkreises, der leider noch insofern mangelhaft bekannt ist, als der Schädel dieser Formen noch nicht in allen Teilen klargestellt ist. Dadurch, daß mir Herr Geheimr. Prof. Dr. H. Credner sein kostbares Material sächsischer Paläohatterien zur erneuten Untersuchung gütigst anvertraut hat, hoffe ich diese Lücke in einiger Zeit ausfüllen zu können.

Die Protosauri als primitivste und einfachste Protorosauria gingen wahrscheinlich ohne scharfe Grenze aus Microsauriern wie *Gephyrostegus* Ikl hervor, bei dem an der Stelle der Schläfen- und Wangengrube wohl Verdünnungen, aber noch keine Durchbrüche der Schädelwand vorhanden sind.

2. Ord. **Naosauri** (Pelycosaurier).

Ähnlich den Protorosauri, aber mit kürzerem Hals und Schwanz, sehr langen Dornfortsätzen, komprimiertem Kopf mit differenten Zähnen.

Naosaurus im unteren Perm von Sachsen[13] und Böhmen, im oberen von Texas. *Dimetrodon* mit einfachen Dornfortsätzen im oberen Perm von Texas. *Ctenosaurus* im mittleren Buntsandstein bei Göttingen.

3. Ord. **Procolophonii** Seeley.

Aus dem vorläufigen Bericht von Broom[14] und Notizen von Osborn[15] über Procolophon läßt sich wohl so viel entnehmen, daß diese Form in die nächste Verwandtschaft der Protorosauriden zu stellen ist.

4. Ord. **Sphenodonti** (Rhynchocephalia Günther + Rhynchosauria Osborn).

Kletter-, Lauf- oder Schwimmtiere mit kurzem Hals und langem Schwanz; einfachem Schädel mit normalen Durchbrüchen und Brücken. Zähne stephanodont oder acrodont, nicht auf die äußeren Kieferränder beschränkt. Schwanzwirbel lang in der Mitte gebrochen. Rippen zweiköpfig. 2 Sacralwirbel. Humerus distal verbreitert mit For. ulnare und radiale.

---

[13] Ein neuer Fund aus Niederhässlich bei Dresden ist mir von Herrn Geheimr. H. Credner zur Untersuchung anvertraut worden. Er umfaßt den Rumpf und Teile der Extremitäten einer neuen Art.

[14] Broom, On the remains of Procolophon in the Albany Museum (Rec. of Alb. Museum Vol. I. No. 1. Albany 1903).

[15] Osborn, Reptilian Subclasses l. c. p. 479.

Unterord. Homoeosauri.
Fam. Homoeosauridae (einschl. *Sphenodon*).
Unterord. Pleurosauri.
Fam. Pleurosauridae.
Unterord. Rhynchosauri Osborn.
Fam. Rhynchosauridae.
- Hyperodapedontidae.
Unterord. Sauranodonti.

5. Ord. **Champsosauri** (Choristodera Cope).

II. Unterklasse **Enaliosauria** Owen.

Die von Owen aufgestellte, in ihrem systematischen Wert nicht näher charakterisierte Abteilung umfaßte seine Ichthyopterygia und Sauropterygia und ist hier durch Hinzuziehung der damals noch unbekannten Mesosauria vergrößert worden.

Definition: Ursprünglich kleine, aber schnell vergrößerte Süßwasser- und Meeresbewohner, die sich mehr oder weniger dem Schwimmleben angepaßt haben. Ihre Füße flossenartig, meist mit überzähligen Zehen, selten mit überzähligen Fingern.

Schädel gestreckt flach, mehr oder weniger zugespitzt. Die Nasenlöcher meist zurückgeschoben. Choanen zwischen den Vomera und Palatina. Gaumen pterygopalatin, ausnahmsweise noch bezahnt. Zähne in den Kieferrändern kegelförmig oder halbkugelig, längsgestreift bothrodont oder taphrodont. Nur ein oberer oder Schläfendurchbruch vorhanden. Wirbel kräftig, ziemlich kurz, ohne Subcentren. Rippen zwei- oder einköpfig. Schulter- und Beckengerüst vorwiegend in der Bauchfläche ausgedehnt, Scapulare und Ilium klein. Humerus mit schwach ausgebildetem Foramen ulnare. Carpalia und Tarsalia indifferent geformt.

Diese Gruppe von Formenkreisen, deren Zusammenfassung durch die S. 325 besprochene Klarstellung des Nothosaurier-Schädels ermöglicht wurde, scheint mir trotz der erheblichen Divergenz der Endglieder *Ichthyosaurus* einerseits, *Placodus* anderseits eine natürliche Abteilung im System zu bilden. Nur über die Stellung der Placodonten wird Meinungsverschiedenheit bestehen, da diese von der Mehrzahl der Autoren mit den Anomodontiern und von mir auch mit Schildkröten in Beziehung gesetzt wurden. Anderseits betonte ich schon in meiner Arbeit über die Placodonten ihren nahen Zusammenhang mit den Nothosauriern, mit denen sie durch *Hemilopas* direkt verbunden sind. Wenn ich jetzt nur noch diese letztere Beziehung aufrecht erhalte, hoffe ich nicht unerheblich zur Klärung bisheriger Schwierigkeiten des Systems beizutragen.

1) Ord. Mesosauri (Proganosauria Baur.)
2 - Ichthyosauri.
3) - Sauropterygii Owen.
4) - Placodonti.
1) Unterord. Nothosauri.
2) - Plesiosauri.

1. Ord. **Mesosauri** (Proganosauria Baur).

Die Mesosaurier (*Mesosaurus* und *Stereosternum*) sind leider im Schädelbau noch nicht genügend aufgeklärt, aber nach allem, was uns vom Skelet vorliegt, scheinen sie mir eine ancestrale Stellung sowohl den Ichthyosauriern wie den Nothosauriern gegenüber einzunehmen. Ob ihre Abkunft von *Palaeohatteria*-artigen Formen so direkt anzunehmen ist, wie dies gewöhnlich geschieht, ist mir zweifelhaft; im Schädelbau entfernen sich beide Formen sicher ziemlich weit voneinander, und es erscheint mir im besonderen fraglich, ob bei den Mesosauriern überhaupt schon ein unterer Schläfen- oder »Wangen«-Durchbruch ausgebildet war.

2. Ord. **Ichthyosauri** (Ichthyopterygia Owen).

Die Ichthyosauri sind durch Verlängerung ihrer Schnauze, die Vergrößerung ihrer Augen, die Verkürzung ihres Halses und ihrer Wirbel und die Flossenform ihrer Füße ausgezeichnet, in denen sie starke Hyperphalangie und teilweise Hyperdactylie bis zu 9 Zehen erreicht haben. Zu ihrer allmählichen Anpassung an die Fischform gehört die Reduktion der hinteren Gliedmaßen und des Beckens, die Ausbildung einer hypocerken Schwanzflosse und einer Dorsalflosse. Innerhalb dieses Formenkreises, der in der Trias mit indifferenteren Formen einsetzt und mit zahnlosen Riesenformen in Malm- und Kreideschichten ausläuft, machen sich zwei besonders auffallende divergente Entwicklungsrichtungen geltend, indem die einen ihre Brustflossen unter sehr starker Hyperphalangie in die Länge ausdehnen und unter Reduktion der Zehenzahl verschmälern, die andern ihre Brustflossen kurz und breit formen und bis vier überzählige Finger produzieren. Eine befriedigende Gliederung dieses enggeschlossenen, aber formenreichen Typus hat sich noch nicht durchführen lassen.

3. Ord. **Sauropterygii** (Owen) restr. Jkl.

Owen rechnete auch die Placodonten in diesen Formenkreis; nachdem aber deren Organisation in den wesentlichen Teilen klargestellt werden konnte[16], scheint doch eine Anzahl ihrer Eigentümlichkeiten

[16] Jaekel, Über *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. (Result. d. wiss. Erforsch. d. Balatonsees II. Bd. 1. T. pat. antr.)

ihre Sonderstellung in einer eignen Ordnung zu rechtfertigen. Die Sauropterygii enthalten dann die immer als verwandt betrachteten Nothosaurier und Plesiosaurier. Innerhalb der ersteren war Herr v. Huene wohl im Recht, wenn er *Pistosaurus*, von dem leider nur ein Schädel vorliegt, und Volz *Proneusticosaurus* und *Neusticosaurus* zum Typus besonderer Familien machte. Ebenso dürfte *Anarosaurus* mit seinem recht indifferenten Schädel (Fig. 1) die Aufstellung einer Familie rechtfertigen. Innerhalb der Plesiosauri liegt die bemerkenswerteste Divergenz darin, daß die einen mit einem langen Hals einen kleinen Kopf, die andern jüngeren Formen mit einem kurzen Hals einen sehr großen Kopf verbinden.

Demnach ergibt sich folgende Gliederung der Sauropterygii.

1) Unterord. Nothosauri.
   Fam. Neusticosauridae.
   - Anarosauridae.
   - Nothosauridae.
   - Pistosauridae.
2) Unterord. Plesiosauri.

4. Ord. **Placodonti** (H. v. Meyer und Jaekel).

Nachdem wir den bisher für synapsid gehaltenen Jochbogen der Nothosaurier und Plesiosaurier dem Diapsiden-Typus einreihen konnten, liegt kein Grund vor, den der Placodonten (Fig. 4) anders zu beurteilen. Die extreme Verstärkung der Gaumenbezahnung, die Ausbildung des

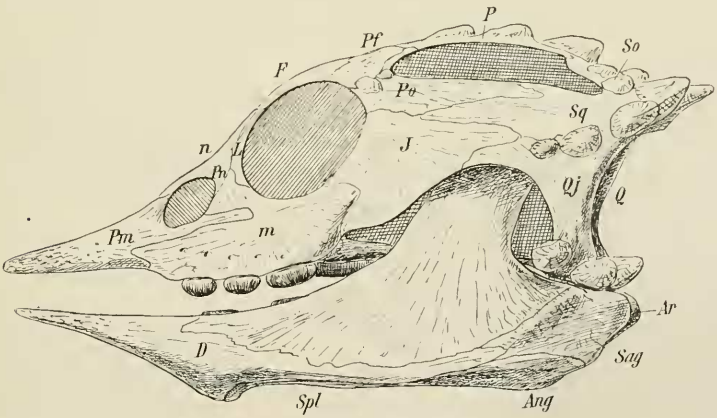

Fig. 4. Schädel von *Placochelys placodonta* Jkl. in Seitenansicht. Unterer Keuper von Vesprem, Ungarn. 1/2 nat. Größe. *Pm*, Prämaxillare; *M*, Maxillare; *Pn*, Postnasale; *L*, Lacrymale; *Pf*, Postfrontale; *Po*, Postorbitale; *P*, Parietale; *So*, Supraoccipitale; *Sq*, Squamosum; *Qj*, Quadrato jugale; *Q*, Quadratum; *J*, Jugale; *D*, Dentale; *Spl*, Spleniale, darüber das Complementare als Kronfortsatz; *Ang*, Angulare; *Sag*, Supra angulare; *Ar*, Articulare.

Complementare zu einem Kronfortsatz und die Kräftigung des Jochbogens sind auf die Anpassung an Muschelnahrung zurückzuführen. Durch die kräftige Panzerung des Rückens und der Bauchseite erinnert *Placochelys* an die lebende *Dermochelys*. Innerhalb der Ordnung konzentriert sich die Bezahnung auf den Palatina und verkümmert auf den Prämaxillen und dem vorderen Teil des Unterkiefers. Die Formen gehören der mitteleuropäischen Trias an.

1) Fam. Hemilopadidae.
2) - Placodontidae.
3) - Placochelydae.

III. Unterklasse **Lyognatha** (Squamata, Lepidosauria, Streptostylica).

Die engen Beziehungen der hier zusammengefaßten Formen sind seit längerer Zeit festgestellt und allgemein anerkannt. Ihr auffälligstes gemeinsames Kennzeichen, die Beschuppung der lebenden Formen, ist an fossilen kaum zu kontrollieren und nicht ausschließlich für diesen Kreis typisch. Morphologisch wichtiger ist aber die allen gemeinsame Lockerung des Kiefergelenkes durch gelenkige Ablösung des Kieferstieles (Squamosum, Quadratum) von der Schädelkapsel. Danach habe ich diese von Fürbringer mit dem sprachlich recht schweren Namen Streptostylica bezeichneten Formenkreise als »Lyognatha« zusammengefaßt.

Definition: Kleine bis große langgeschwänzte Kriech-, Kletter- oder Schwimmtiere mit vorn verjüngtem Kopf, kleinen vorn gelegenen Nasenlöchern, rückgebildeten Wangenbogen, beweglichem Kieferstiel, konischen, meist glatten, acrodonten, bothrodonten oder pleurodonten Zähnen, die nicht auf die Kieferränder beschränkt sind. Gaumenfläche sehr durchbrochen, die Pterygoidea durch die Palatina von der Vomera getrennt. Wirbel diplocöl oder procöl, mit Zygosphen und Zygantrum. Rippen einköpfig. Bei normaler Funktion der Extremitäten Schultergürtel mit wohlentwickelten Präcoracoidea und Scapularia, Füße normal ausgebildet. Füße bei Mosasauriern zu Flossen umgebildet und mit überzähligen Zehen versehen, bei Ophidiern rückgebildet.

Die hierher gehörigen Ordnungen sind bekannt und bedürfen im Rahmen dieser Aufzählung keiner weiteren Erläuterung. Ihre Einteilung auf Grund der Zungenbildung, die bei den lebenden nahe liegt, ist gegenüber den fossilen undurchführbar.

1) Ord. Lacerti.
2) - Ophidii.
3) - Mosasauri (Pythonomorpha Cope).

IV. Unterklasse Hyperosauria m.

In allen neueren Arbeiten über die Phylogenie der Reptilien ist immer klarer die verwandtschaftliche Beziehung der Dinosaurier mit den Krokodiliern und Pterosauriern zum Ausdruck gekommen, aber eine diese Formenkreise zusammenfassende Ordnung und ein Name für diese ist bisher meines Wissens nicht entstanden. Im Rahmen der hier vorgeschlagenen Gliederung der Reptilien steht einer systematischen Zusammenfassung der genannten und einiger ihnen verwandter Typen nichts mehr im Wege. Ihre Benennung ist deshalb schwierig, weil ihre Lebensweise und Organisation nach sehr verschiedenen Richtungen auseinander geht. Ein alle auszeichnendes auffälliges Merkmal, wie es die »Lyognatha« besitzen, ist bei ihnen anscheinend nicht vorhanden, oder wenigstens ist ein solches, vielleicht nur weil es im System bisher nicht benötigt wurde, noch nicht festgestellt. So schien mir ein indiffe-

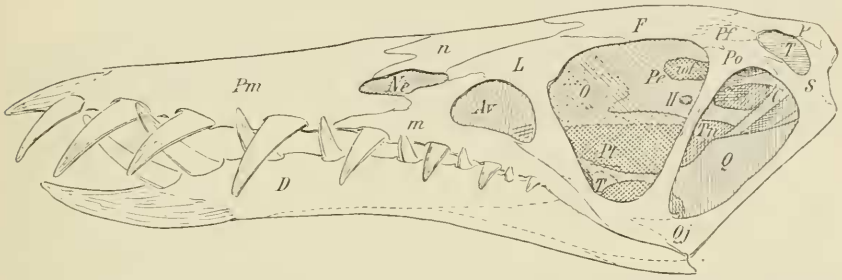

Fig. 5. Neue Rekonstruktion des Schädels von *Rhamphorhynchus*. *Ne*, Nasen; *Av*, Antorbitalgrube; *O*, Orbita; *T*, Temporalgrube, darunter die Wangengrube.

renter Name wie »Hyperosauria« der beste Ausweg aus dieser Schwierigkeit. Das Hyper bedeutet einerseits einen Höhengrad der Ausbildung gegenüber den andern, was hier offenbar zutrifft und kann anderseits auch auf das ökologische Niveau bezogen werden, insofern diese Typen zumeist echte Landbewohner sind und ein Teil sogar zu Flugtieren geworden ist. Auch auf die z. T. riesige Größenentwicklung kann das »Hyper« bezogen werden.

Definition: Kleine bis riesengroße hochentwickelte Reptilien mit zwei wohlausgebildeten Jochbögen, und Epioticalecken, thecodonten oder pleurodonten Zähnen nur auf den Kieferrändern, rückwärts geschobenen Choanen, vorn oder weit zurückliegenden Nasenlöchern. Epidyse meist rückgebildet. Unterkiefer mit schwachem Kronfortsatz und meist mit großer Fenestra externa.

Wirbel lang, diplocöl[17] oder procöl, stets an den Seiten verdünnt,

[17] Statt platycöl, was eine Contradictio in adjecto ist (cf. Jaekel, *Placochelys* l. c. p. 39).

mit den Processus transversi verwachsen. Rippen zweiköpfig, schlank. Gastralia öfters rückgebildet. Sacrum mit zwei oder einer größeren Zahl von Wirbeln verbunden. Die dorsal gerichteten Teile des Schulter- und Beckengürtels wohl entwickelt. Präcoracoid mit dem Coracoid verwachsen. Dermale Teile des Schultergürtels rückgebildet. Os pubis schlank, öfters mit Processus ischiaticus (Post pubis). Füße mit normalen Zehenzahlen. Trias bis jetzt.

1) Dinosauri.
2) Loricati.
3) Pterosauri.

Ord. Dinosauri.

Ausgestorbene langhalsige, langgeschwänzte Landbewohner mit zwei typischen Jochbogen, vorderen kleineren, hinteren größeren Lauffüßen und langem Schwanz. Die Nasenlöcher getrennt im vorderen Teil der Schnauze.

Die Dinosaurier bilden eine natürliche, scharf umgrenzte Abteilung, die sich vermutlich in der untersten Trias von Protosauriern abgezweigt hat, und ihrerseits durch die Belodonten mit den Krokodiliern und anderseits mit den Pterosauriern verwandt ist.

Die Dinosauri, die bisher ziemlich allgemein nach O. C. Marsh in die 3 Abteilungen der Theropoda, Sauropoda und Predentata eingeteilt wurden, sind kürzlich von Frh. v. Huene in die beiden Unterordnungen der Saurischia und der Ornithischia gegliedert worden[18]. Schon die bisherigen Bezeichnungen der 3 Unterordnungen waren nicht zweckmäßig. »Theropoda« bedeutet Formen mit säugetierartigen Füßen. Das ist nicht zutreffend und selbst nur auf die Beinstellung bezogen, zweifelhaft. Sauropoda ist demnach so gut wie nichtssagend, zumal dann, wenn alle Dinosaurier typische Reptilienbeine haben. Praedentata ist eine ganz unglückliche Bezeichnung; sie knüpft an das sogenannte Prädentale an, das zahnlos ist. Praedentata bedeutet aber »vorn bezahnt«, und eben gerade diese Dinosaurier sind vorn unbezahnt. Aber auch innere Gründe legen die Hauptgrenze zwischen die primitiveren Formen (Theropoda, Sauropoda) einerseits und die »Praedentata« anderseits, und Herr v. Huene hat ganz recht, wenn er den wichtigen Gegensatz in der Beckenbildung dabei auch in der Bezeichnung der beiden Hauptgruppen zum Ausdruck bringt und die älteren primitiveren als Saurischia, die jüngeren mit dem vogelartigen Becken als Ornithischia bezeichnet. Einige Schönheitsfehler wird Herr v. Huene an seinem System wohl noch ausmerzen können, daß z. B.

[18] Frh. Franz v. Huene, Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier (Centralblatt für Mineralogie usw. 1909 Nr. 1).

die Sauropoda hier den übrigen Familien der Saurischia gleichgestellt sind, aber die alte Ordnungsbezeichnung Sauropoda behalten haben. Familiennamen sollen prinzipiell mit »idae« endigen und an den Gattungsnamen einer Hauptform anknüpfen. Zweckmäßiger würde es mir aber erscheinen, die herbivoren Sauropoda als höhere Abteilung über der Familie zu belassen, und auch die übrigen Familien in einige natürliche Gruppen so zu ordnen, wie dies auch innerhalb der Ornithischia geschehen ist. Ferner ist die Endigung auf ia bei griechischer Wortbildung in Saurischia und Ornithischia für kleine Gruppen wie Unterordnungen nicht angebracht. Ich erlaube mir daher, unter Beibehaltung der Prinzipien der v. Hueneschen Einteilung folgende Änderung vorzuschlagen:

Ord. **Dinosauri** Owen.

A. Unterordnung Praepubici (Saurischia v. Huene).

a. Carnivori, Anchisauridae, Coeluridae, Zanclodontidae, Megalosauridae, Compsognathidae, Ceratosauridae.

b. Herbivori Camarosauridae, Diplodocidae.

B. Unterord. Postpubici (Praedentata Marsh, Orthopoda Cope, Ornithischia v. Huene).

a. erecti, Iguanodontidae, Trachodontidae.

b. caduci, Scelidosauridae, Polacanthidae, Stegosauridae, Ceratopsidae.

So nahe auch die große Mehrzahl der fossilen Krokodile den lebenden steht, so haben doch einige ihrer älteren Typen vornehmlich durch abweichende Stellung ihrer äußeren Nasenlöcher und indifferenten Ausbildung ihres Gaumendaches einer Einordnung in das System Schwierigkeiten bereitet. Da sich diese, die Belodonten und Artosauria, aber in ihrer Gesamtform und speziell ihrer Tangierung so eng an die Krokodile anschließen, scheint es mir im Anschluß an Huxley zweckmäßig, sie wieder mit den echten Krokodilen zu vereinigen. Nur muß man dann im Gegensatz zu Huxley, jenen aberranten »Parasuchia« gegenüber alle echten Krokodile, also auch seine Mesosuchia in eine Einheit zusammenfassen. Innerhalb der letzteren scheint mir der Gegensatz der Krokodile und Gaviale auch bei den fossilen Formen durchführbar. Eine besondere Gruppe unter den echten Krokodilen bilden die marinen Schwimmformen, für die E. Fraas den Namen Thalattosuchia aufgestellt hatte. Die Ausbildung des Rostrums bietet bei diesen wie bei den vorhergenannten echten Krokodilen einen bequemen Anhaltspunkt auch für ihre systematische Bezeichnung.

Ord. **Loricati** (Crocodilia im weitesten Sinne).

1. Unterord. Belodonti (Parasuchia Huxl.), mit weit rückwärts gelegenen äußeren Nasenlöchern, stehen in enger Beziehung zu den Dinosauri.

Fam. Mystriosuchidea, Belodontidae.

2. Unterord. Aetosauri (Pseudosuchia Huxley).

Fam. Aetosauridae.

3. Unterord. Crocodili mit vorn vereinigten äußeren Nasen. Die Choanen rücken allmählich immer wieder rückwärts. (Mesosuchia + Eusuchia Huxley).

a. longirostres.
Fam. Teleosauridae.
- Pholidosauridae.
- Tomistomidae.
- Gavialidae.

b. brevirostres.
Fam. Atoposauridae.
- Goniopholidae.
- Alligatoridae.
- Crocodilidae.

c. acutirostres (Thalattosuchia E. Fraas).
Fam. Metriorhynchidae.
- Geosauridae.

Ord. **Pterosauri** Kaup.

Fein und pneumatisch skeletierte Flugtiere mit 2 Jochbögen, deren Arme durch Verlängerung des letzten Fingers zu Flugorganen umgebildet sind. Schädel zugespitzt. Augen groß mit Sclerotikalring. Präsacrale Wirbel meist procöl.

Die Pterosaurier sind offenbar Nachkommen kleiner postsubicaler Dinosaurier. Die Bezeichnung ihrer 2 Hauptgruppen scheint mir am einfachsten auf Grund ihrer Schwanzform zu erfolgen.

a. longicaudati (Pterodermata Seeley).
Fam. Rhamphorynchidae.

b. brevicaudati (Ornithochiroidea Seeley).
Fam. Pterodactylidae.
- Pteranodontidae.

Alle diese Formenkreise von Reptilien stehen offenbar im engen Konnex. Die Protorosauria werden allgemein nicht nur als die Vorfahren der Naosauria, Sphenodonten und wohl auch der Champsosauria

betrachtet, sondern gelten auch als Ausgangspunkt der Mesosaurier, Ichthyosaurier und Dinosaurier, während die letzte Gruppe der Lyognatha allem Anschein nach von den Sphenodonten ihren Ausgangspunkt genommen haben. Als Stammform der Protorosauria und damit dieses ganzen Verwandtschaftskreises typischer Reptilien kann man wohl unbedenklich Formen ansehen, die an der Grenze der Carbon- und Permformation eine Zwischenstellung zwischen den Microsauria und den Reptilien mit durchbrochenem Schädeldach einnahmen. Der von mir beschriebene *Gephyrostegus bohemicus*[19], dessen Schädel ich in dieser Zeitschrift 1909 S. 207 abgebildet habe, zeigt den ersten Beginn der Schläfen- und Wangendurchbrüche und zeigt uns dadurch den Weg, auf dem die Umformung der Schädelbildung erfolgte, und so der Typus der bisher besprochenen Reptilien entstehen konnte. Da *Gephyrostegus* eine sehr indifferente Organisation zeigt und sich gerade zu der Zeit und in dem Gebiet findet, wo wir die Umbildung zwischen Microsauriern und Reptilien mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, so wäre es wohl möglich und bis zur Vorbringung andrer Gründe berechtigt, anzunehmen, daß *Gephyrostegus* selbst der Ahnherr der jüngeren echten Reptilien war. Die übrigen bisher zu den Reptilien gestellten Typen sollen in einem weiteren Aufsatz behandelt und in eine neue Klasse »Paratheria« eingereiht werden.

3. Über eine Besonderheit des Larvendarmes von Dytiscus marginalis.

Von H. Rungius.
(Aus dem Zool. Institut in Marburg.)
(Mit 3 Figuren.)

eingeg. 27. November 1909.

Bei Gelegenheit andrer Untersuchungen machte ich am Rectum der Larve von *Dytiscus marginalis* eine eigentümliche Beobachtung. Dieses, oder vielmehr sein blindes Ende, zeigt nämlich auf gewissen Stadien eine sehr auffallende Lagerung, deren Deutung sich als nicht ganz einfach erwies. So viel ich aus der Literatur sehen kann, ist sie bisher nicht beschrieben worden, so daß die nachfolgende Mitteilung erwünscht sein dürfte.

Zur Orientierung sei eine kurze Skizze der Anatomie des Larvendarmes voraus geschickt. (Fig. 1.) Auf den recht kompliziert gestalteten Mund, der schon durch frühere Autoren, besonders durch Burgess[1], eine genauere Beschreibung erfuhr, folgt ein durch zahlreiche kräftige

[19] Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. Bd. LIV. 1902. S. 127.

[1] Edward Burgess. The structure of the mouth in the larva of *Dytiscus*. In: Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 21. 1882.